植物分类学报
第20卷 第4期 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA 1982年11月

东喜马拉雅南翼苔藓植物区系的特性及其来源*

吴鹏程 罗健馨
(中国科学院植物研究所)

青藏高原素以"世界屋脊"的高寒特性而著称。然而,在北纬30°以南的墨脱、察隅地区至西侧的一些分离河谷(包括亚东河谷、定结县陈塘附近的卡马河谷、聂拉木县樟木的波曲河谷和吉隆河谷)中(图1),却呈现着另一种热带、亚热带的景色。为数约占我国苔类的20.5%和藓类的27.4%的苔藓植物出现在这地区(表1)。本文对它们如何分布于该地区的分析,可能将有助于探讨喜马拉雅山在地质时期的变迁,及它的隆起对青藏高原和邻近地区的植物分布的影响。

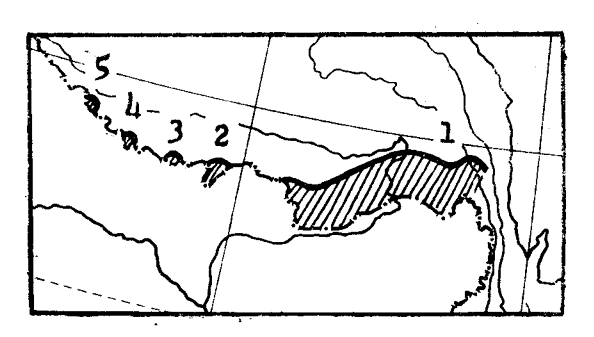


图1 东喜马拉雅南翼苔藓植物采集地示意图
1.墨脱、察隅地区; 2.亚东河谷; 3.定结的卡马河谷; 4.聂拉木的波曲河谷; 5.吉隆河谷。

表1 墨脱等地与全国*苔藓植物科、属、种数的对照表

类别	科数		属数		种数	
	全国	墨脱、察隅、亚东等地	全国	墨脱、察隅、亚东等地	全国	墨脱、察隅、亚东等地
苔类	45	22(48.8%**)	128	45(35.2%)	647	133(20.5%)
藓类	63	46(73.0%)	366	160(43.7%)	1534	421(27.4%)
总计	108	68(63.0%)	494	205(41.5%)	2181	554(25.4%)

* 指我国现知的记录,其中包括墨脱等地的苔藓植物。
** 指与全国比较所得的百分数,其余亦同。

一、东喜马拉雅南翼地区苔藓植物的一些主要特点

东喜马拉雅南侧的墨脱、察隅、亚东等地,约占整个西藏面积的10%左右。据初步调

* 本文在整理过程中承俞德浚先生、吴征镒先生、汤彦承、王文采及应俊生等同志审阅并提出宝贵意见,最后蒙秦仁昌先生审定全文。本文内的标本均系郎楷永、倪志诚、陈伟烈、李勃生、王金亭、傅国勋、应俊生、洪德元、张永田、何关福、程树志等同志多年辛勤采集所得。部分标本系借自中国科学院昆明植物所,并参阅了《西藏苔藓植物志》初稿。张芝玉同志借阅有关材料,汪楣芝同志协助统计工作。在此一并深致谢意。

查、该地区苔藓植物的科、属、种分别占西藏苔藓植物科、属、种的95.8%、80.1%及73.7%（表2）。其垂直分布带谱极为明显(图2)，如以墨脱为例，最低处海拔为100米左右，而山脊海拔达5000米以上。自下而上，印度-马来西亚成分逐渐减少，东亚成分和泛北区系成分增加，呈现西藏地区自东南向西北苔藓植物区系成分水平分布的演替。由于分布在3000米以上的地带的苔藓植物的属、种多数与喜马拉雅山北侧的相同，本文侧重讨论东喜马拉雅南翼地区海拔800—2500米左右的苔藓植物(800米以下目前尚未作详细调查)。其主要特点是种类繁多、生态类型复杂和特有属、特有种丰富。

表2　墨脱等地与西藏地区*苔藓植物科、属、种数的对照表

类别	科数		属数		种数	
	西藏*	墨脱、察隅、亚东等地	西藏	墨脱、察隅、亚东等地	西藏	墨脱、察隅、亚东等地
苔类	23	22(95.7%**)	48	45(93.8%)	146	133(91.1%)
藓类	48	46(95.8%)	208	160(76.9%)	606	421(69.5%)
总计	71	68(95.8%)	256	205(80.1%)	752	554(73.7%)

* 指西藏地区现知的记录，其中包括墨脱等地的苔藓植物。
** 指与整个西藏地区比较所得的百分数，其余亦同。

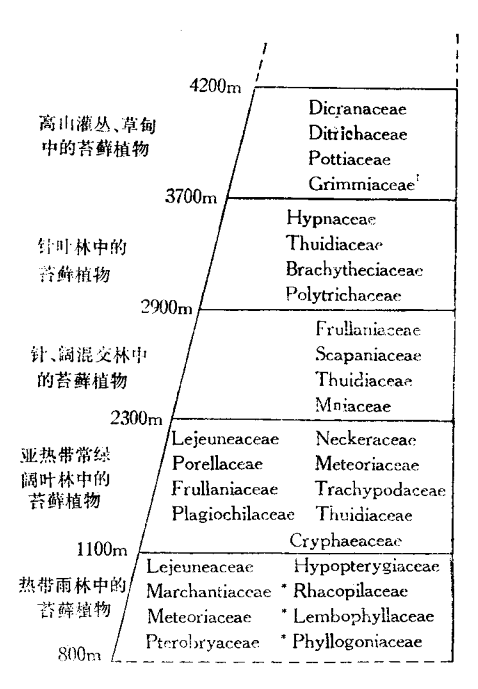


图2　墨脱地区苔藓植物的垂直分布
* 示主要的科及在地理分布上有意义的科

1. 原始类型与进化类型

东喜马拉雅南翼的墨脱等地的苔藓植物多数是较进化的类型。苔类方面主要是第三

纪或第三纪之后才开始出现的细鳞苔科（*Lejeuneaceae*）、耳叶苔科（*Frullaniaceae*）和羽苔科（*Plagiochilaceae*），藓类植物中被发现的大多数科、属较进化。原始类型方面，在侏罗纪地层中出现的叉苔类植物，现喜马拉雅南翼地区有该属多种近代植物；此外，还分布有泥炭藓属（*Sphagnum*）和金发藓科（*Polytrichaceae*）植物。但原始类型的苔藓植物所占的比重相对较小。

2. 热带、亚热带成分

在我国，代表热带、亚热带的苔藓植物主要大的科、属、种有：指叶苔科（*Lepidoziaceae*）、扁萼苔科（*Radulaceae*）、光萼苔科（*Porellaceae*）、耳叶苔科（*Frullaniaceae*）、细鳞苔科（*Lejeuneaceae*）、白发藓科（*Leucobryaceae*）、蕨藓科（*Pterobryaceae*）、扭叶藓科（*Trachypodaceae*）、蔓藓科（*Meteoriaceae*）、平藓科（*Neckeraceae*），以及孔雀藓科（*Hypopterygiaceae*）、羽藓科（*Thuidiaceae*）和金发藓科（*Polytrichaceae*）的部分属和种。在东喜马拉雅南翼地区的墨脱等地，上述的科中除蕨藓科、白发藓科植物稀见外，几乎分布在我国热带、亚热带所有的代表科、属均有发现（表 3），并在察隅、亚东等地亦有一些分布。少数属、种的分布北界沿雅鲁藏布江河谷而到达林芝、波密等地。

表 3　各热带、亚热带科、属数对照表

科名	墨脱、察隅、亚东等地		我国其它地区	
	属数	种数	属数	种数
光萼苔科 *Porellaceae*	1	24	3	58
耳叶苔科 *Frullaniaceae*	1	8	2	46
细鳞苔科 *Lejeuneaceae*	13	29	37	148
扭叶藓科 *Trachypodaceae*	5	9	5	17
蔓藓科 *Meteoriaceae*	12	35	12	60
平藓科 *Neckeraceae*	6	10	10	54
孔雀藓科 *Hypopterygiaceae*	3	4	4	15
羽藓科 *Thuidiaceae*	11	28	19	65
金发藓科 *Polytrichaceae*	8	26	9	55
总计	60	173	101	518

从上表可见这 9 个科在墨脱、察隅、亚东等地分布的属数已达我国其它地区分布的属数的 59.4%。除细鳞苔科 13 属为该科在我国其它地区分布的属数的 1/3 外，平藓科、羽藓科的属数达 60%，扭叶藓科、蔓藓科、孔雀藓科、金发藓科中记录的属几乎均见于墨脱地区。而光萼苔属（*Porella*）和耳叶苔属（*Frullania*）成为东喜马拉雅南翼地区习见的类群。

3. 叶附生苔类植物

在墨脱大量发现叶附生苔类，这在东喜马拉雅地区系首次。现已知有细鳞苔科（*Lejeuneaceae*）植物 10 属 24 种，扁萼苔科（*Radulaceae*）扁萼苔属（*Radula*）植物 2 种。甚至，一些通常非叶附生的种类：四齿异萼苔（*Heteroscyphus argutus*）、尼泊尔耳叶苔（*Frullania nepalensis*）和叉苔等植物亦从土生或树干着生转到较矮小的种子植物或蕨类植物叶面。除定结地区个别种类分布略高外，均限于墨脱 2300 米以下的地区生长。

4. 特有属

据初步统计，在东亚地区已发现 32 个特有属，它们主要分布于亚洲大陆及朝鲜、日本等，其中也有个别属向南分布到菲律宾和印度尼西亚。而我国西藏的墨脱、察隅、亚东等地，面积约 1500 平方公里的地区中，已发现东亚特有属 13 个（表 4），它们之中有不少为单种属。

5. 新分布属

应着重指出，在墨脱地区发现了两个在中国新分布的属：拟卷柏藓属（*Powellia*）和树枝藓属（*Porotrichodendron*）。拟卷柏藓属全世界仅 3 种，澳大利亚拟卷柏藓［*P. australis* (Hamp.) Broth.］产大洋洲的澳大利亚，尖叶拟卷柏藓（*P. acutifolia* Broth.）记录于新西兰，分布于我国西藏墨脱的为拟卷柏藓（*P. involutifolia* Mitt.），过去仅见于萨摩亚群岛（图 3）。

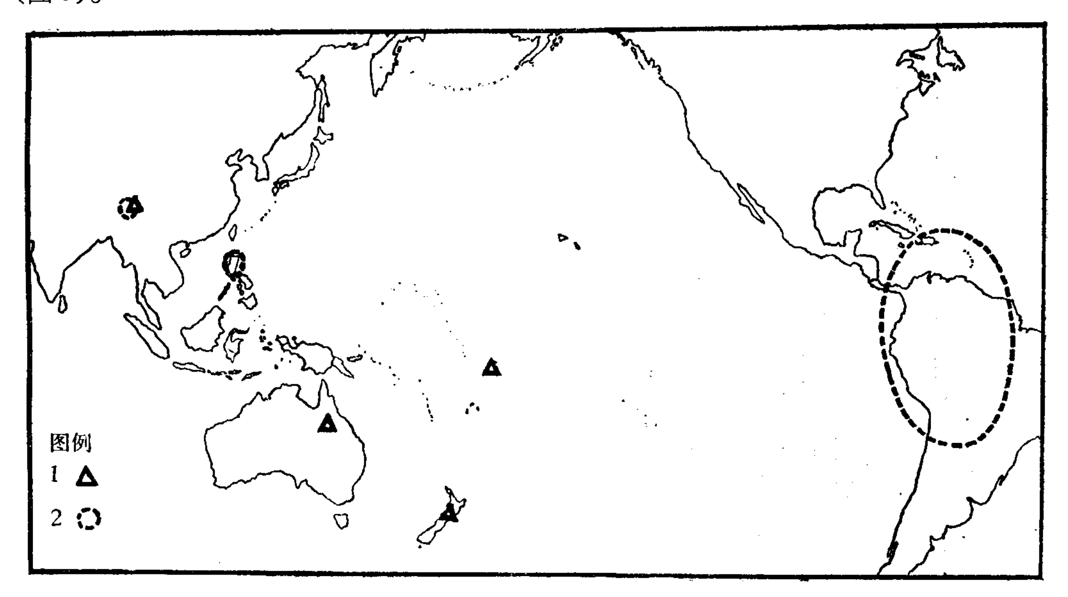


图 3　分布图

1. 拟卷柏藓属 *Powellia*；2. 树枝藓属 *Porotrichodendron*。

树枝藓属全世界有 12 种，其中仅树枝藓（*Porotrichodendron mahahaicum* (C. Müll.) Fleisch.）分布于菲律宾的吕宋岛及我国西藏墨脱地区外，其余 11 种均集中分布于中、南美洲北纬 15° 至南纬 25° 之间（图 3）。

由此显示了西藏墨脱地区与大洋洲和中、南美之间苔藓植物地理亲缘的关系。

二、喜马拉雅山的隆起对其南翼地区苔藓植物区系的影响

人们普遍认为青藏高原的上升是在更新世，甚至远在第三纪即已开始。石炭纪时，欧亚大陆森林广布。晚白垩纪末期，西藏地区呈现热带气候。据世界上已知化石材料证明，苔藓植物至少在泥盆纪已开始出现。经历了石炭纪—二迭纪的大冰期，可能在侏罗纪之后，古地中海退却，西藏地区较湿润，可能有泥炭藓科（*Sphagnaceae*）植物的出现。进入白垩纪后，叶苔目（*Jungermanniales*）植物可能已大量繁殖。但可以断言，在第三纪或早第

三纪，叉苔属（*Metzgeria*）、羽苔属（*Plagiochila*）、合叶苔属（*Scapania*）和较高级的平藓科（*Neckeraceae*）、羽藓科（*Thuidiaceae*），以及一些较为进化的苔类如耳叶苔属（*Frullania*）、扁萼苔属（*Radula*）和细鳞苔属（*Lejeunea*），在欧亚大陆已有较广的分布，至少在它的北部现已有确切的化石证明。而这些苔藓植物现多分布于热带、亚热带地区。由此

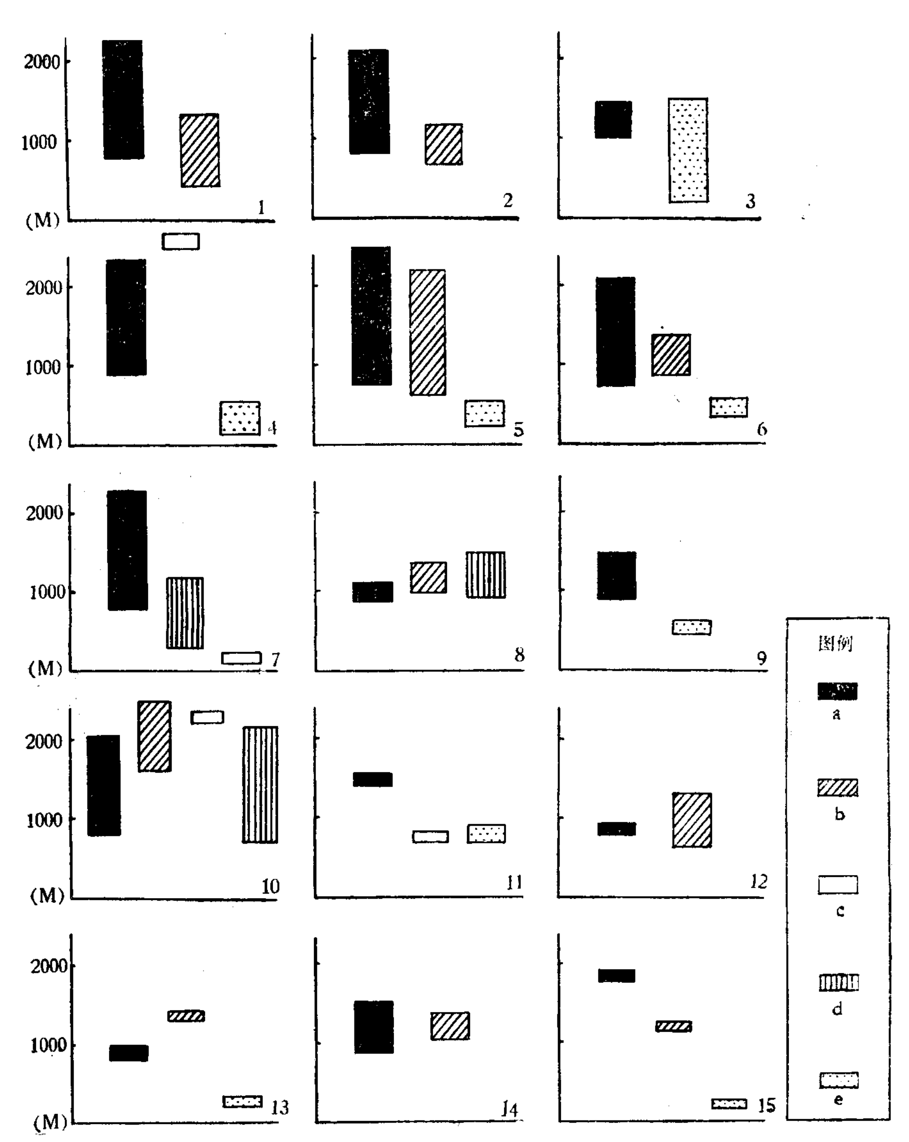


图 4 西藏墨脱地区与其它地区叶附生苔分布海拔高度的比较

1. *Radula acuminata*, 2. *R. platyglossa*, 3. *Cheilolejeunea imbricata*, 4. *Rhaphidolejeunea foliicola*, 5. *Leptolejeunea elliptica*（墨脱的种包括定结的记录），6. *Microlejeunea punctiformis*, 7. *Cololejeunea floccosa*, 8. *C. tenella*, 9. *C. spinosa*, 10. *C. pseudofloccosa*（西双版纳的种包括云南其它地区的记录），11. *Ptychanthus striatus*, 12. *Leptocolea dolichostyla*, 13. *Pedinolejeunea formosana*, 14. *P. himalayensis*, 15. *P. aoshimensis*（西双版纳的种包括云南其它地区的记录）。

a. 我国西藏墨脱的，b. 我国云南西双版纳的，c. 我国台湾省的，d. 印度尼西亚的(以爪哇为主的记录)，e. 日本南部的(包括部分非叶附生苔的记录)。

反映第三纪时期欧亚大陆的气候是较温暖湿润的。这是对青藏高原隆起之前的状况的粗略估计。

按板块学说解释，中生代早期印度板块脱离冈瓦纳古陆向北漂移，第三纪时碰撞亚洲大陆而导致喜马拉雅山的隆起。毫无疑问，喜马拉雅山的屏障作用的影响使山脉两侧的苔藓植物原有种类发生变迁、相互渗透和融合。例如，东喜马拉雅南翼墨脱等地苔藓植物的属与印度-马来西亚及大洋洲、非洲、中、南美洲共有的百分比较北翼高，印度-马来西亚成分为 45%，而北翼为 30%，很显然这是印度板块影响所造成的。正如前面已提及的拟卷柏藓属（*Powellia*）和树枝藓属（*Porotrichodendron*）在西藏墨脱的发现，说明喜马拉雅南翼仍保持了来自印度板块的深远的影响。但经过 7000 万年的长期演变，劳亚古陆植物的渗透和迁移，也对喜马拉雅南翼的苔藓植物区系带来了较大的影响，这可能是随喜马拉雅山的上升而同时发生的。

另一个问题是叶附生苔在东喜马拉雅南翼墨脱地区的分布，是否系喜马拉雅山上升的影响？我们认为，存在两种情况，一是叶附生苔在喜马拉雅山强烈隆起以前，作为古地中海周围或稍北地区，叶附生苔很可能在这些地区就已出现。二是当印度板块连接劳亚大陆腹部后叶附生苔类由邻近地区“侵入”。这都与喜马拉雅山逐渐抬升引起的自然条件的变化有密切关系。从我国西藏（主要是墨脱）发现的叶附生苔的种类来看，它们与我国其它地区分布的叶附生苔，除 1/6 为新种外，其余均系叶附生苔中的习见种，可能在喜马拉雅山强烈抬升前叶附生苔分布较广。当喜马拉雅山逐渐上升后，气温随之降低，湿度减少，逐步变得不适于叶附生苔生存，仅南翼河谷低海拔地区未受到第四纪冰川的影响而保存了下来。另一方面也可能是当印度板块在向北漂移前本身携带有叶附生苔，在新的良好环境中自然大量繁殖和分化，成为现今北半球具有丰富叶附生苔类的最北记录之一。如现知西藏墨脱等地发现的叶附生苔共 13 属 28 种，远远超过纬度相近的四川峨眉山（8 属 10 种）。我们认为上述两种情况很可能都同时存在。下面我们再从不同地区叶附生苔分布的海拔高度加以比较，来看与喜马拉雅山隆起的关系。很有趣的是西藏墨脱地区纬度偏北，同一种叶附生苔类在该地的垂直分布应低于其它地区，但图 4 中统计的 15 个种的现有记录表明，其中近 2/3 的种在墨脱地区分布的海拔高度高于其它地区。这一事实也很可能是喜马拉雅山上升所导致的。

尤其引人注意的是东亚特有属在东喜马拉雅南翼地区的“密集”分布。从现知墨脱等地部分东亚特有属的分布图（图 5，6）中，可明显区分为两个类型：一类为中国-日本类型，目前主要分布地区为中国和日本东南部，另一类为中国-喜马拉雅类型，除了分布中心位于喜马拉雅山地外，在邻近地区亦有所发现。它们在喜马拉雅地区的向北分布一般不超过雅鲁藏布江，基本上可沿雅鲁藏布江划分出一条特有属的分布北界，而与印度板块大致以雅鲁藏布江为界相吻合。

上述特有属在墨脱等地的发现有如下几种情况：1. 为一类植物向另一类植物过渡的类型，如树雉尾藓属（*Dendrocyathophorum*）是类似于孔雀藓属（*Hypopterygium*）和雉尾藓属（*Cyathophorella*）之间的类型。2. 为特化的类型；3. 特有属所在的科的现代分布中心位于喜马拉雅，如扭叶藓科（Trachypodaceae）的 6 个属中，仅 1 属 1 种见于中美，其余 5 属均各有 1—2 种分布喜马拉雅地区，4. 特有属所隶属的科在西藏境内的分布边缘北

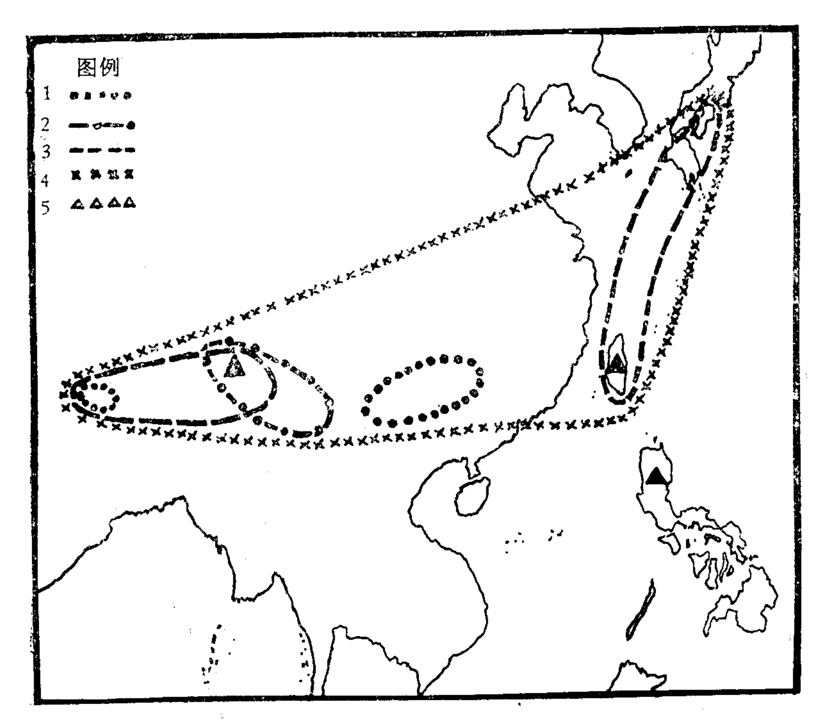


图5 分布图

1.球蒴藓属 *Sphaerotheciella*; 2.树发藓属 *Microdendron*; 3.树雉尾藓属 *Dendrocyathophorum*; 4.小蔓藓属 *Meteoriella*; 5.兜叶藓属 *Horikawaea*。

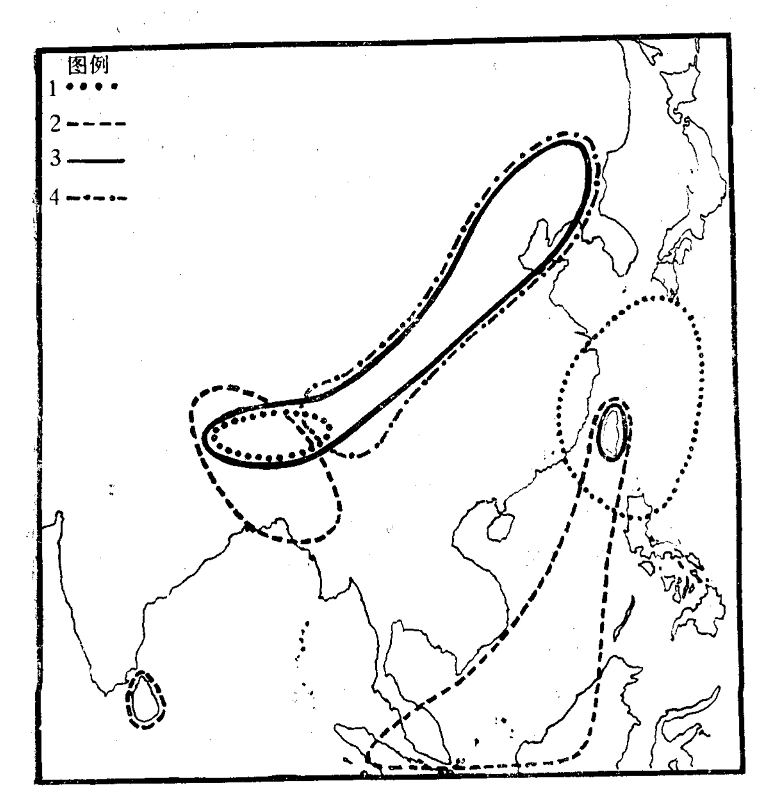


图6 分布图

1.拟木毛藓属 *Pseudospiridentopsis*; 2.异节藓属 *Diaphanodon*; 3.锦丝藓属 *Actinothuidium*; 4.丝灰藓属 *Giraldiella*。

界多不超过北纬 30°。墨脱等地集中了从雨林至高山草甸的多种植被的生态类型，在我国西藏境内苔藓植物共发现有 13 个东亚特有属，其中一半以上均分布于墨脱。中国-日本植物区系和中国-喜马拉雅植物区系的交汇处正是在川西、滇西及墨脱等地。这个地区具有复杂的地质构造和地理环境，加之喜马拉雅山的隆起完全改变了原有的气候条件，一方面阻挡了寒冷干旱的气流，另一方面这些河谷地带又能得到印度洋暖湿气流的影响，苔藓植物发育繁茂，墨脱、察隅、亚东等地成为"得天独厚"的温暖潮湿的地区，为苔藓植物特有属分布的中心之一。

现知由喜马拉雅山上升所产生的影响已不仅限于西藏境内，而明显地向东延伸至川、滇西北部，如四川西部和云南西北部地区存在的东亚特有属达 20 个，其中与喜马拉雅南翼的墨脱等地相同的为 10 个属（表 4）。从总的影响来看，在喜马拉雅南翼地区与我国其它地区之间似乎存在着三条分布路线： 1. 喜马拉雅地区-秦岭-我国东北地区（图 6）；2. 喜马拉雅地区-我国台湾，甚至向南达菲律宾、印度尼西亚等地，但目前在这些地区之间缺乏中间"环节"，造成明显的间断分布（图 5，6）；3. 界于上述两者之间，由喜马拉雅地区-我国川西、滇西北-秦岭或长江流域-我国东部沿海-日本东南部（图 5）。当然，这种分布并不都是界线分明的，也可以同时并存和相互影响。但是，喜马拉雅造山运动影响的深度和广度超过以往历次造山运动是无疑的，不仅改变了亚洲的气候、地质、水文等因素，并导致包括隐花植物在内的植物系统演化、发育和地理分布等一系列不可变更的影响。但

表 4　墨脱、察隅、亚东等地与云南、四川的东亚特有属的对照

墨脱等地	云南、四川地区
————	*Venturiella* C. Müll.
————	*Cleistostoma* Brid.
Sphaerotheciella Fleisch.	*Sphaerotheciella* Fleisch.
————	*Scabridens* Bartr.
Pilotrichopsis Besch.	*Pilotrichopsis* Besch.
Diaphanodon Ren. et Card.	*Diaphanodon* Ren. et Card.
Pseudospiridentopsis (Broth.) Fleisch.	*Pseudospiridentopsis* (Broth.) Fleisch.
Duthiella C. Müll.	*Duthiella* C. Müll.
————	*Myurium* Schimp.
————	*Osterwaldiella* Fleisch. ex Broth.
————	*Pseudopterobryum* Broth.
Meteoriella Okam.	*Meteoriella* Okam.
Horikawaea Nog.	————
Homaliadelphus Dix. et P. Vard.	*Homaliadelphus* Dix. et P. Vard.
Elmeriobryum Broth.	————
————	*Chaetomitriopsis* Fleisch.
Dendrocyathophorum Dix.	————
————	*Levierella* C. Müll.
Actinothuidium (Besch.) Broth.	*Actinothuidium* (Besch.) Broth.
————	*Sciaromiopsis* Broth.
Giraldiella C. Müll.	*Giraldiella* C. Müll.
Microdendron Broth.	*Microdendron* Broth.
————	*Pseudatrichum* Reim.

一个既定的事实是，墨脱、察隅、亚东、聂拉木的樟木和定结河谷等地，在苔藓植物方面，除它们与我国川滇地区在特有属方面有相似性外，至少有 8 个东亚特有属与尼泊尔、锡金、不丹等国共有，因此，墨脱等地不能笼统地归之于"藏东南区"内，而应另行确立一个独立的区：东喜马拉雅南翼植物区。由此，可确切地反映出喜马拉雅山作为世界最高峰的年青山系的耸起对其南翼地区所造成的影响，并可以认为东喜马拉雅南翼地区是近代苔藓植物分布中心之一。

参 考 文 献

[1] 陈邦杰，1962：珠穆朗玛峰地区植被及土壤，三、苔藓植物，215—219，珠穆朗玛峰地区科学考察报告，科学出版社。

[2] 陈邦杰等，1963—1978：中国藓类植物属志，上下册，科学出版社。

[3] ———、吴鹏程，1964：中国叶附生苔类植物的研究(一)，植物分类学报 **9** (3)：213—276。

[4] 吴征镒，1979：论中国植物区系的分区问题，云南植物研究 **1** (1)：1—22。

[5] 张经纬、姜恕，1975：珠穆朗玛峰地区的植被垂直分布及其水平地带关系的初步研究，珠穆朗玛峰地区科学考察报告（1966—1968），自然地理，16—28，科学出版社。

[6] 吴鹏程、罗健馨，1978：中国叶附生苔类植物的研究(二)，西藏的叶附生苔，植物分类学报 **16** (4)：102—112。

[7] 郑度、胡朝炳、张荣祖，1975：珠穆朗玛峰地区的自然分带，珠穆朗玛峰地区科学考察报告（1966—1968），自然地理，147—202，科学出版社。

[8] 李文华、武素功，1975：植物类型的天然博物馆——墨脱，地理知识 4：3—5。

[9] 高逸，1980：青藏高原隆起对大气环流的影响，地理知识，9：5—6。

[10] Arnella, S., 1963: Hepaticae of South Africa. Kungl Boktryckeriet P. A. Norstedt & Söner. Stockholm.

[11] Boureau, E., 1967: Traite de Paleobotanique. II. Masson et Cie, Editeurs.

[12] Brotherus, V. F., 1929: Symbolae Sinica. IV. Musci: 1—137. Manzsche Buchdruckerel, Wien, Austria.

[13] Gangulee, H. C., 1969—1972: Mosses of Eastern India and adjacent Regions. Fasc. 1—3. Calcutta.

[14] Hattori, S., etc., 1968: *Takakia ceratophylla* and *T. lepidozioides* of Pacific North America and a short history of the genus. *Misc. Bryol. Lichenol.* 4(9): 137—149, f. 1—7.

[15] ————, Bryophyta, 1971: Flora of Eastern Himalaya. II. Edited by H. Hara. Univ. Tokyo Press.

[16] ————, Bryophyta, 1975: Flora of Eastern Himalaya. III. Edited by H. Ohashi. Univ. Tokyo Press.

[17] Horikawa, Y., 1952—1953: Mosses. Fauna and Flora of Nepal Himalaya. I. Edited by H. Kihara. Scientific results of the Japanese expeditions to Nepal Himalaya.

[18] ————, 1934: Monographia Hepaticarum Australi-Japonicarum. *Journ. Sci. Hiroshima. Univ.* B, 2(2): 101—298.

[19] Kashyap, S. R., 1929—1932: Liverworts of the western Himalayas and the Panjab Plain I—II. The Univ. of the Panjab. Lahore.

[20] Nicholson, W. E., T. Herzog and F. Verdoorn, 1930: Symbolae Sinicae. V. Hepaticae: 1—57. Manzsche Buchdruckerel, Wien, Austria.

[21] Noguchi, A., 1976: Handbook of Japanese Mosses. Tokyo, Japan.

[22] Wang, C. K., 1970: Phytogeography of the Mosses of Fommosa. Tunghai Univ., Taichung.

THE CHARACTERISTICS AND POSSIBLE ORIGIN OF THE BRYOFLORA OF THE SOUTHERN FLANK OF THE EAST HIMALAYAS

WU PAN-CHENG　LOU JIAN-SHING
(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

In the south-east and south Xizang, including Medog, Zayü some western separate valleys Yadong, Kama near Zentang in Dinggye, Boqu near Zham in Nyalam and Gyirong, a mild climate prevails because of the very high mountains and the very deep valleys. According to our preliminary survey, 4/5 of the genera and 7/10 of the species, i.e. approximately representing all families and genera of the tropical and subtropical bryoflora of Xizang, are restricted to these localities below the altitude of 2,300 meters. It almost agrees with the previous presumption that the Tsangpo gorge is the line of connection between two paleocontinents —— Laurasia and Gondwana.

Moreover, the bryoflora of these localities, besides the Indo-Malasian elements and East Asian elements as the main components, has at least about 40 genera in common with south America, Australia and Africa. According to the historical phytogeographical point of view, the distribution range of centain genera is formed through a period of long historical development. The same is true for the area of different species, although they are found in widely separate areas right now, yet they might have once a continuous distribution in certain historical age. The Indian plate collided against the eastern part of Laurasia and afterwards the Australasian plate moved to the north. All these might have dispersed the Gondwana elements as far as to the southeastern part of Xizang.

It is very interesting to note that of the 32 genera of bryophytes endemic to East Asia, 13 have recently been found in the southeast and south Xizang and also in the neighbouring regions, i.e. Yunnan, Sichuan, where there are many genera being in common with southeast and south Xizang and also highly concentrated in distribution. This may suggest that the Himalayas, being the highest and youngest mountain range, have changed the atmospheric circulation, and have created a new ecological condition between tropical and frigid zones, which have given the distribution of the newly formed genera a suitable circumstance to survive. It may be presumed that the region covering counties Medog, Zayü, Yadong etc. in southeastern and southern parts of the Himalayas is a new center of distribution of bryophytes under the influence of the upheaval of the Himalayas.